Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern

Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern

Band: - (1916)

Artikel: Ueber neuere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts

Autor: Baltzer, F.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-571185

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 10.12.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

F. Baltzer.

Ueber neuere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts.

1. **Zusammenfassendes Referat über Geschlechtsvererbungs-Versuche bei Lymantria (Schwammspinner).** — (Brake, Goldschmidt, Poppelbaum, Schweitzer, Standfuss.)
2. **Ueber die Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung bei Bonellia viridis** (eigene Versuche).
3. **Vergleich der Bonellia-Ergebnisse mit den Verhältnissen der Geschlechtsbestimmung bei Rana.**

Der vorliegende Aufsatz möchte zunächst eine kritische Uebersicht über die bisher vorliegenden merkwürdigen, von Brake, Goldschmidt, Schweitzer und Standfuss durchgeführten Kreuzungsversuche an Lymantria, dem Schwammspinner, sowie über die Einwände geben, die man gegen die Deutung der Versuche erheben kann. Weiter habe ich diesen Versuchen meine eigenen Ergebnisse an Bonellia gegenübergestellt. Beiden Versuchsreihen geben zahlreich auftretende Gynandromorphe, in geringerem Grad auch die Bildung von Zwittern das Gepräge. In beiden Fällen lässt sich auch das Geschlecht willkürlich bestimmen. Dennoch sind beide Reihen wesentlich verschieden.

Bei Lymantria handelt es sich um zweierlei: Um die Herstellung einer bestimmten Kombination von geschlechtsbestimmenden Erbfaktoren und um Veränderungen der Stärke und damit der Wirkung dieser Faktoren. Wenn wenigstens die Goldschmidtsche Erklärung zutrifft, so erfolgt die Bestimmung des Geschlechts hier progam und syngam, d. h. vor und mit der Vereinigung beider Geschlechtszellen. Bei Bonellia spielen solche progame Erbfaktoren auch eine Rolle; ausserdem aber haben metagame Einflüsse eine entscheidende Wichtigkeit. Die Geschlechtsbestimmung ist hier von gemischtem Typus. Ihr Modus

berührt sich mit demjenigen, der bei Fröschen beobachtet worden ist. Diesen ist deshalb am Schluss eine kurze Vergleichung gewidmet.

I. Referat über Geschlechtsvererbungs-Versuche bei Lymantria.

Ich schicke zunächst eine Zusammenfassung der Resultate der zwei ersten Arbeiten Goldschmidts[1]) und die jenigen Schweitzer-Standfuss' voraus und lasse dann eine Uebersicht der theoretischen Erklärungsversuche Goldschmidts folgen. Auf diese Weise wird man vielleicht am besten dem Wert der Experimente gerecht, die ganz abgesehen von jeder Erklärung ein hochbedeutendes Interesse haben. Der Leser wird damit auch am ehesten in den Stand gesetzt, Tatsache und Hypothese zu unterscheiden, was angesichts der verwickelten Verhältnisse nicht immer ganz leicht ist. Es ist vielleicht zur Zeit nicht der günstigste Zeitpunkt, eine Zusammenstellung und eine Kritik der Lymantriaversuche zu unternehmen. Denn die Versuchsresultate der verschiedenen Autoren gehen stark auseinander; die Ursachen dafür sind nicht völlig klar und die theoretische Erklärung ist stark im Fluss begriffen. Man kann sagen, dass Goldschmidt in jeder neuen Arbeit alte Gesichtspunkte verwirft und neue aufstellt.

Die Goldschmidtschen Untersuchungen sind zum Teil Kreuzungsexperimente, zum Teil Inzuchtexperimente. Zur Kreuzung wurden die europäische Lymantria dispar und ihre japanische Abart japonica[2]) benutzt. Die Gattung Lymantria — dies sei vorausgeschickt — besitzt einen weitgehenden Geschlechtsdimorphismus. Ich brauche ihn nur für Lym. dispar näher zu skizzieren: Das ♂ ist kleiner, hat Flügel mit brauner Grundfarbe und dunkler Zeichnung. Es hat ausserdem langgefiederte Fühler. Das ♀ ist grösser, hat Flügel mit gelblichweisser Grundfarbe. Die Vorderflügel tragen braune Zeichnung. Die Fühler haben ganz kurze

[1]) R. Goldschmidt. 1912. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. R. Goldschmidt und H. Poppelbaum. 1913. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen II. — Dazu kommt ausserdem: R. Goldschmidt 1915. Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. — Der Inhalt dieser Mitteilung stimmt mit demjenigen der zwei ersten Arbeiten nicht in allen Stücken überein. Ich werde weiter unten darauf zurückkommen.

[2]) Der Kürze halber als Lym. japonica geschrieben.

Fieder. Damit sind allerdings die Unterschiede zwischen ♀ und ♂ nicht erschöpft. — Der Dimorphismus zwischen ♀ und ♂ bei Lym. japonica ist ähnlich. Diese Abart ist jedoch grösser und kräftiger als dispar.

Entsprechend dem Geschlechtsdimorphismus werden wir zwischen sekundären Geschlechtmerkmalen — dies sind die genannten — und den primären Charakteren, die die Keimdrüsen und damit das Geschlecht selbst betreffen, unterscheiden. Man kann darnach die Versuchsergebnisse in zwei allerdings nicht scharf zu trennende Gruppen teilen. Die eine beschäftigt sich mit den sekundären, die andere mit den primären Charakteren. Auf die Vererbung des Geschlechts lassen jedoch nicht nur die Versuche mit den primären Merkmalen Schlüsse zu. Auch aus der Vererbung der sekundären Geschlechtsmerkmale lässt sich der Modus der Geschlechtsvererbung ableiten. Dies beruht darauf, dass sich bei den Insekten die sekundären Geschlechtsmerkmale streng konform mit dem Geschlecht vererben, und da sie während der individuellen Entwicklung von den Keimdrüsen aus nicht mehr beeinflusst werden können[1]), muss der Mechanismus ihrer Vererbung demjenigen des Geschlechtes selbst entsprechen.

Wir betrachten zunächst die Versuche und Folgerungen, die sich auf die sekundären Geschlechtsmerkmale beziehen. Bei den Kreuzungen, die Goldschmidt und vor ihm bereits Brake zwischen Lym. dispar und japonica[2]) züchteten, treten in gesetzmässiger Weise Gynandromorphe[3]) auf. Die verschiedenen Kombinationen sind im folgenden aufgeführt.

1. Kreuzung. dispar ♀ × japonica ♂ (Goldschmidt, Brake) gibt als erste Bastardgeneration:

F_1: normale ♂♂
nur gynandromorphe ♀♀
keine normalen ♀♀

---

[1]) Ich verweise zum Beweis dieser Angabe auf die Arbeiten Meisenheimers und anderer Autoren. Die Insekten stehen in dieser Hinsicht im Gegensatz zu den Wirbeltieren. Vergl. Steinach u. A. Uebersicht in Biedl, 1916.

[2]) Die Versuche Schweitzers werden weiter unten im Zusammenhang besprochen.

[3]) D. h. eingeschlechtige Tiere mit gemischten sekundären Geschlechts merkmalen.

F_2: (= F^1 ♂ und gyn. ♀ unter sich weiter gezüchtet. Goldschmidt, Brake).
normale ♂♂
normale ♀♀
gynandromorphe ♀♀
keine gynandr. ♂♂

F_3: (Brake) normale ♂♂
normale ♀♀
gynandromorphe ♀♀

2. Kreuzung: jap. ♀ × dispar ♂ gibt als erste Bastardgeneration:

F_1 (Brake, Goldschmidt): normale ♂♂
normale ♀♀
keine gynandromorphen Tiere

F_2 (= f_1 ♀ × f_1 ♂; Goldschmidt I und II.)
normale ♂♂
gynandromorphe ♂♂
normale ♀♀
gynandromorphe ♀♀

Ausser diesen beiden grundlegenden Kreuzungen hat Goldschmidt (II. Arbeit) Bastarde zwischen den F_1-Generationen der beiden Kreuzungen Nr. 1 und 2 gezüchtet. Bedauerlicherweise macht er nur über den Gynandromorphismus der ♂♂ Angaben.

3. Kreuzung: $\frac{\text{disp.}\,♀}{\text{jap.}\,♂}$ ♀ × $\frac{\text{jap.}\,♀}{\text{disp.}\,♂}$ ♂

(Also Kreuzung eines Bastard-♀ von Nr. 1 mit einem Bastard-♂ von Nr. 2)
Es traten auf ♀♀
normale ♂♂
keine gynandr. ♂♂

4. Kreuzung: $\frac{\text{jap.}\,♀}{\text{disp.}\,♂}$ ♀ × $\frac{\text{disp.}\,♀}{\text{jap.}\,♂}$ ♂

(Kreuzung eines Bastard-♀ von Nr. 2 mit einem Bastard-♂ von Nr. 1)
Es traten auf ♀♀
normale ♂♂
gynandr. ♂♂

5. Weiter wurden von Brake und Goldschmidt eine Anzahl Rückkreuzungen der Bastarde von Nr. 1 und 2 mit den Stammrassen ausgeführt. Sie sind in der Tabelle 1 eingetragen (Nr. 1a—c), wo der Leser ausserdem genauere Zahlen-Angaben für alle Kreuzungen 1—4 findet.

6. Neben diesen Kreuzungen haben eine Reihe von Inzuchtversuche der Abart japonica grosses Interesse. Auch hier traten Gynandromorphe auf. Diese Zuchten wurden von Brake begonnen und durch Goldschmidt fortgeführt. Resultat: Fortgesetzte Inzucht der Rasse japonica führte im Laufe von 5 Generationen zu gynandromorphen ♀♀.

Nr.	Kreuzung	Autor	Versuchsergebnisse				Berechnung			
			norm. ♀	gyn. ♀	norm. ♂	gyn. ♂	norm. ♀	gyn. ♀	norm. ♂	gyn. ♂
1.	disp. ♀ × jap. ♂ F_1	Go. 1912.	0	×	×	0	0	×	×	0
	— F_2	ib. Br.	35	43	39	0	5	3	8	0
	— F_2	ib. Go.	31	24	41	0				
	— F_2	Go. 1913. (T. 8.)	zusammen 61		85	0				
1a	$\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ gyn. ♀ × disp. ♂	Br. Go. 1912	×	0	×	0	×	0	×	0
1b	$\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ gyn. ♀ × jap. ♂	Go. 1912	21	24	30	0	1	1	2	0
1c	disp. ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂	Go. 1912	158	137	171	0	1	1	2	0
2.	jap. ♀ × disp. ♂ F_1	Go. Br.	×	0	×	0	×	0	×	0
	— F_2	Go. 1912.	47	25	nicht angegeben		5	3	7	1
	— F_2	Go. 1913. (T. 7.)	zusammen 108		68	8	5	3	7	1
3.	$\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♀ × $\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♂	Go. 1913. (T. 6.)	zusammen 58		147	0	5	3	8	0
4.	$\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂	Go. 1913. (T. 4.)	zusammen 96		75	12	5	3	7	1

Tabelle 1. Uebersicht über die Lymantria-Kreuzung Brakes und Goldschmidts.

Erkärung: Die in den Kolonnen der Berechnung eingetragenen Ziffern geben an, in welchem Verhältnis die gynandromorphen und normalen Typen auf Grund der Goldschmidtschen Formeln und der angenommenen Potenzwerte (vergl. S. 240 ff.) zu erwarten sind. Die Ziffern der Versuchsergebnisse geben die tatsächlich erhaltenen Zahlen an. × bedeutet: Individuen der betr. Kategorie sind vorhanden. 0 bedeutet: Betr. Kategorie nicht vertreten.

Als Hauptresultat ergibt sich also erstens: Mit grosser Gesetzmässigkeit treten bei bestimmten Kombinationen immer wieder gynandromorphe ♀♀ auf. Es ist dabei keineswegs gleichgültig, welche Stammrasse das ♂, welche das ♀ liefert. Reziproke Kreuzungen können ganz verschieden ausfallen. Zweitens: Kombinationen, die in F_1 nur normale Tiere liefern, geben in F_2 Gynandromorphe. Drittens ist auch das Auftreten gynandromorpher ♂♂ für bestimmte Kombinationen charakteristisch.

Zur Erklärung dieser Reihe merkwürdiger Tatsachen hat Goldschmidt folgende Annahmen aufgestellt:

Da bei den ♂♂ die weiblichen, bei den ♀♀ die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere auftreten können, wie die Gynandromorphen zeigen, müssen alle Individuen, die ♂♂ wie die ♀♀, die Erbfaktoren der sekundären Charaktere beider Geschlechter besitzen. Es ist aber ohne weiteres einleuchtend, dass im weiblichen Geschlecht die weiblichen Faktoren gegenüber den männlichen das Uebergewicht haben müssen. Umgekehrt muss bei den ♂♂ das Uebergewicht bei den männlichen Faktoren liegen. Ausserdem aber muss die allgemeine Erfahrung berücksichtigt werden, dass die Geschlechtscharaktere durch Faktoren übertragen werden, die einem mendelartigen Vererbungstypus folgen. Wenigstens wird diese Annahme durch eine Reihe von Untersuchungen nahe gelegt.[1]) Auf Grund dieser Erwägungen stellte Goldschmidt (1912) folgende Formel für die Geschlechtsfaktoren auf:

♀ = GG Aa
♂ = GG AA

Dabei ist G der Faktor für die weiblichen sekundären[2]), A der Faktor für die männlichen sekundären Geschlechtscharaktere. D. h.: Wir haben für die Geschlechtsvererbung der sekundären Charaktere zweierlei Faktoren anzunehmen, auf Grund deren Vor-

[1]) Für Lepidopteren wären die Vererbungsversuche mit dem Schmetterling Abraxas zu nennen. (Doncaster und Raynor.)

[2]) Im folgenden schlechtweg als weiblicher und männlicher Faktor bezeichnet. Naturgemäss sind sie trotzdem als Faktoren der sekundären Geschlechtscharaktere von denjenigen des Geschlechts selbst, den primären Faktoren, streng zu scheiden. Wir werden die primären Faktoren, als F (weiblich) und M (männlich) weiter unten betrachten.

handensein die sekundären Merkmale zur Entwicklung kommen. Diese Faktoren sind aber nicht einfach vertreten. G, der Faktor für weibliche Merkmale, ist bei ♀ und ♂ doppelt, A, der Faktor für männliche Merkmale, ist beim ♀ einfach, beim ♂ doppelt vorhanden.[1]) Das in der ♀-Formel vorkommende a bedeutet nach der Ausdrucksweise der Presence-Absence-Theorie des Mendelismus das Fehlen des zweiten A.[2]) Diesen Faktoren legt Goldschmidt eine bestimmte Stärke, Potenz, bei. A ist stärker als G. Dagegen ist GG stärker als A; auf eine Formel gebracht: $GG > A > G$. Wenn wir diese Potenzen durch Zahlenwerte ausdrücken, so können wir, der Formel folgend, ausrechnen, in welchem Stärkeverhältnis — zahlenmässig — männliche und weibliche Tendenz stehen. Wir setzen in Anlehnung an Goldschmidt für Lym. dispar:

$G = 5$ $A = 8$. Es ist also $G = 5 < A = 8 < GG = 10$.

Dann erhalten die beiden Geschlechter die Zahlenwerte:

♂ = GG AA = $^{10}/_{16}$*) = Ueberwiegen der männlichen Tendenz.
♀ = GG Aa = $^{10}/_{8}$ = Ueberwiegen der weiblichen Tendenz.

Für Lym. japonica müssen wir andere Zahlen wählen. Die Potenzen dieser Rassen sind stärker.[3]) Goldschmidt nimmt jedoch an, dass das relative Verhältnis von G: A gleich bleibe. Naturgemäss muss, damit die Formel zu Recht besteht, auch hier

---

[1]) Diese Annahme enthält nichts, als was aus den Erscheinungen der Polymerie bekannt ist. Es sei bemerkt, dass man vom Standpunkt der Presence-Absence-Theorie die Formel anders definieren müsste. Man müsste 4 Merkmalspaare annehmen, je zweimal A—a und G—g, wobei A über G epistatisch sein muss.

[2]) Das ♀ ist also heterozygot in Bezug auf den männlichen Faktor A. Das ♂ ist in allen Faktoren homozygot. Es sei daran erinnert, dass mit dieser Annahme die cytologischen Beobachtungen Seilers (1914) an dem Schmetterling Phragmatobia übereinstimmen.

Steche (1912) hat sich generell gegen die Goldschmidtsche Aufstellung von Erbfaktoren für die Geschlechtsmerkmale und gegen die vererbungstheoretische Formulierung gewendet. Nach seiner Ansicht müssen die Vererbungsträger labilere, physiologisch zugänglichere Bildungen sein.

[3]) Es dürfte die Tatsache von Interesse sein, dass japonica auch in seinen Maassen und in der Konstitution kräftiger ist.

*) Das Verhältnis der weiblichen zur männlichen Tendenz ist jeweilen in Form eines Bruches ♀/♂ angegeben.

A > G und GG > A sein. In Anlehnung an Goldschmidt können wir für Lym. japonica die Werte setzen: **G** = 8 **A** = 12[1])

Somit ist:

♂ = **GG AA** = $^{16}/_{24}$ = Ueberwiegen der männlichen Tendenz.
♀ = **GG Aa** = $^{16}/_{12}$ = Ueberwiegen der weiblichen Tendenz.

Das Auftreten der Gynandromorphen.

Diejenigen Tiere sind gynandromorph, bei denen sich männliche und weibliche Tendenz das Gleichgewicht halten, wenn also bei den ♀♀ GG = A und bei den ♂♂ GG = AA wird. Ohne weiteres leuchtet ein, dass mit den aufgestellten Potenzwerten weibliche Gynandromorphe leichter entstehen können als männliche, denn GG kommt näher an A heran als an AA. Die Versuche stimmen damit überein. — Der gemischteste gynandromorphe Fall ist dann zu erwarten, wenn die beiden Geschlechtstendenzen einander genau gleich sind. Dies wird aber, da die Potenzen in Wirklichkeit nicht einfache Zahlen sein werden, selten genau eintreten. Nach Goldschmidts Auffassung ist jedoch auch bei einem ungefähren Gleichgewicht ein gynandromorpher Falter zu erwarten. Die Grenze, innerhalb deren dies zutrifft, liegt nach seiner Ansicht (auf die hier verwandten Zahlen gerechnet) innerhalb einer Differenz von 2 Einheiten. Gynandromorph wären also beispielsweise $^{14}/_{12}$ bis $^{10}/_{12}$. Das Verhältnis $^{10}/_{8}$ aber wäre, da

[1]) Wir werden die höheren Potenzen von japonica durch fetten Druck von den schwächeren dispar-Potenzen unterscheiden. Goldschmidt nimmt in seinen beiden Arbeiten andere Zahlen an, nämlich für dispar : G = 40, A = 60, für japonica : **G** = 80, **A** = 120. Wie leicht zu erkennen, stehen die in diesem Aufsatz für japonica verwandten Zahlen im genau gleichen Verhältnis. Dass für dispar nicht 4 : 6, sondern 5 : 8 genommen wurde, hat seinen Grund in den Angaben in Goldschmidts zweiter Arbeit selbst. Die dort (S. 284) beschriebenen gynandromorphen ♂♂ haben die Formel **GG** AA. Dies bedingt (der Leser vergleiche die Erörterungen der folgenden Seiten und die Anmerkung S. 244) dass **G** = A. Deshalb musste für dispar G : A = 5 : 8 gewählt werden, da **G** der japonica den Wert 8 besitzt. Uebrigens führt eine genaue Berechnung auf Grund der Versuchsresultate zu etwas komplizierteren Zahlen. Die Potenzwerte sind, was hervorgehoben sei, von der Wahl des epistatischen Minimums (siehe unten) sehr stark abhängig. Die Versuche bieten allerdings für die Einschätzung desselben nur geringe Anhaltspunkte.

es $^{15}/_{12}$ gleichwertig ist, über der Grenze, innerhalb deren ein Gleichgewicht besteht. Man bezeichnet diese Grenze als das epistatische Minimum. Ein Gynandromorph entsteht also, wenn das epistatische Minimum untertroffen wird.

Normalerweise tritt ein Gleichgewicht der Geschlechtstendenzen bei einer Vermehrung innerhalb einer Rasse nicht ein, wohl aber ist dies bei einer Bastardierung der niedriger potenten dispar mit der hochpotenten japonica zu erwarten. Die Rechnung mit den Potenzwerten wurde von Goldschmidt für die verschiedenen Kreuzungen durchgeführt und ist hier für die Kreuzung Nr. 1 wiedergegeben.

1. dispar ♀ × japonica ♂ [1]), also: GG Aa . **GG AA**.

Bei der Gametenbildung wird, woran sich der Leser in der folgenden Ableitung erinnern möge, jeweilen der Bestand der gleichen Faktoren halbiert, also der Bestand von GG auf G, von AA auf A und von Aa auf A und a [2]). Es gibt also folgende Gameten:

vom ♀: $\begin{matrix}\text{GA}\\ \text{Ga}\end{matrix}$; vom ♂: **GA**

d. h. das ♀ liefert, da es heterozygot ist, zweierlei Eier, das homozygote ♂ liefert einerlei Spermien. Zwischen Spermiien und Eiern bestehen damit zweierlei Befruchtungs-Möglichkeiten:

GA **GA** = $^{13}/_{20}$ = ♂ (G**G** = 13, A**A** = 20)

Ga **GA** = $^{13}/_{12}$ = gynandrom. ♀ (G**G** = 13, a**A** = 12)

d. h.: Für die Tiere männlicher Konstitution (GG AA) liefert die Rechnung ein starkes Ueberwiegen der männlichen Tendenz,

---

[1]) Die höher potenten Faktoren der japonica sind, wie oben gesagt wurde, durch fetten Druck von den niedriger potenten dispar-Faktoren unterschieden. Also **G** = 8, G = 5; **A** = 12, A = 8.

[2]) Goldschmidt hat 1912 und 1913a (ebenso im Lehrbuch) diese Faktoren in Chromosomen lokalisiert. Der Mechanismus der Faktorenverteilung erhält damit eine gute Grundlage, wenn auch die Verteilung identischer Faktoren (z. B. des einen und des anderen G) auf Heterochromosomen und Autosomen etwas schwierig ist. Nach der neuesten Arbeit 1915 muss diese Verteilung allerdings von Grund aus abgeändert werden. Es mag an dieser Stelle von Interesse sein, dass Schleip (1911) und Boveri (1911) auf Grund seiner Beobachtungen an Angiostomum nigrovenosum die sekundären Geschlechtsmerkmale nur vom Chromosomenbestand abhängig sein lassen, die primären aber von übergeordneten Faktoren, die zunächst auf den Chromosomenbestand einwirken. Diese Vorstellung kann auf Lymantria nicht angewendet werden.

bei den Tieren weiblicher Konstitution aber steht eine weibliche Tendenz von 13 Einheiten einer männlichen von 12 Einheiten gegenüber. Das weibliche Uebergewicht liegt unter dem epistatischen Minimum. Diese Schmetterlinge sind nicht normale, sondern gynandromorphe. Weibchen. Die Berechnung gelangt damit, mit Verwendung der angenommenen Potenzwerte, zum gleichen Ergebnis wie der Versuch.

Im folgenden ist in ähnlicher Weise die Rechnung für die F_2-Generation durchgeführt.

F_1: GA **GA** × Ga **GA**

Gameten: GA Ga
GA **GA**
GA **Ga**
GA **GA**

Diese 2 Gruppen zu vier Gametensorten lassen sich 16 mal kombinieren wie folgt:

F_2:	GA Ga = $^{10}/_{8}$ = ♀	GA GA = $^{10}/_{20}$ = ♂
	GA **Ga** = $^{13}/_{8}$ = ♀	GA **GA** = $^{13}/_{20}$ = ♂
	GA Ga = $^{10}/_{12}$ = gynandr. ♀	**GA** GA = $^{10}/_{24}$ = ♂
	GA **Ga** = $^{13}/_{12}$ = gynandr. ♀	**GA** **GA** = $^{13}/_{24}$ = ♂
	GA Ga = $^{13}/_{8}$ = ♀	**GA** GA = $^{13}/_{20}$ = ♂
	GA **Ga** = $^{16}/_{8}$ = ♀	**GA** **GA** = $^{16}/_{20}$ = ♂
	GA Ga = $^{13}/_{12}$ = gynandr. ♀	**GA** GA = $^{13}/_{24}$ = ♂
	GA **Ga** = $^{16}/_{12}$ = ♀	**GA** **GA** = $^{16}/_{24}$ = ♂

Unter den F_2-Kombinationen weiblicher Konstitution (Reihe links) finden sich 5 mit starkem Ueberwiegen der weiblichen Tendenz und drei mit ungefährem Gleichgewicht ($^{10}/_{12}$, $^{13}/_{12}$, $^{13}/_{12}$). Bei diesen drei ist somit Gynandromorphismus zu erwarten. Die F_2-Kombinationen männlicher Konstitution haben alle überwiegend männliche Tendenz. Gynandromorphe ♂♂ sind nicht zu erwarten. Das Versuchsresultat stimmt, von den Zahlenverhältnissen abgesehen, mit diesen Erwartungen überein. Es liegen darüber die genauen Berichte von 2 Zuchten vor; [1]) die folgende Zusammenstellung gibt die Resultate.

F_2 – disp. ♀ × jap. ♂	norm. ♀	gynandr. ♀	♂
Autor: Brake	35	43	39
Goldschmidt	31	24	41.

Ich habe die theoretische Berechnung der Kreuzung disp. ♀ × jap. ♂ mit Berücksichtigung der Potenz-Zahlen so

[1]) Für eine 3. Zucht (T_8 1913 in Goldschmidt II) sind leider keine Zahlen über die gynandr. ♀♀ veröffentlicht.

genau referiert, weil erst die genaue Rechnung einen Rückschluss auf die Richtigkeit der Goldschmidtschen Erbformel erlaubt. Wenn im Versuch stets diejenigen Kategorien normaler und gynandromorpher Tiere auftreten, die nach der Formel auf Grund der angenommenen Potenzwerte zu erwarten sind, dann wird man einen Rückschluss auf die Richtigkeit der Formel selbst und der verwendeten Potenzwerte tun dürfen. Die Uebereinstimmung einer Versuchskombination mit ihrer Berechnung genügt naturgemäss dazu nicht. Erst wenn sich dann zeigt, dass in jeder beliebigen Kreuzungskombination gerade die Kategorien erscheinen, die die Rechnung voraussagt, dann wird mit jedem weiteren Versuch die Richtigkeit der Annahmen besser gestützt. Die Goldschmidtschen Versuche (Nr. 1a—c, 2, 3, 4 der Tabelle S. 238) entsprechen alle dieser Forderung. Es sind in der Tabelle Nr. 1 die Berechnungen für jede Kombination eingetragen. Wie sich dabei zeigt, sind in der Tat alle Kategorien, die nach der Rechnung vertreten sein sollen (mit × oder Zahlen bezeichnet) im Versuch vorhanden. Auf die Unstimmigkeit zwischen den berechneten Zahlen und den Versuchszahlen werde ich weiter unten noch eingehen. Auf die weitere Durchführung der Rechnung muss ich hier naturgemäss verzichten. [1])

Die primären Geschlechtscharaktere.

Oben wurde darauf hingewiesen, dass die sekundären Geschlechtsmerkmale (Flügelfärbung, Fühlerform etc.) mit den primären Geschlechtscharakteren, d. h. den Charakteren der Geschlechtsorgane selbst, normalerweise in enger Beziehung stehen.

---

[1]) Der Leser möge sie in Goldschmidt 1912, S. 9, 10, 33 einsehen, ferner in der Arbeit 1913 des gleichen Autors, S. 284, 286 (betrifft die gynandromorphen ♂♂). Aus diesen Angaben sei nur folgendes noch hier ausgeführt: F_2 von jap. ♀ × dispar ♂ liefert nicht nur gynandr. ♀♀, sondern in geringer Zahl auch gynaudr. ♂♂. Diese müssen die Formel GGAA = $^{16}/_{16}$ haben, denn unter allen Konstitutionen der ♂♂ in der F_2-Generation ist GGAA diejenige, wo am ehesten ein Gleichgewicht der beiden Geschlechtstendenzen eintreten kann. Umgekehrt ist daraus für die Festsetzung der Potenzwerte von japonica und dispar zu schliessen, dass G = A. Dieses Postulat ist unserer Berechnung der Potenzzahlen zu Grunde gelegt (vergl. Anmerkung S. 241).

Man findet die männlichen primären immer mit den männlichen sekundären Merkmalen zusammen, ebenso die weiblichen.

Diesem Verhalten können zweierlei Annahmen gerecht werden: Wenn die primären Geschlechtscharaktere von den gleichen Faktoren wie die sekundären vererbt würden, so wäre ein paralleles Auftreten ohne weiteres verständlich. Dieser Annahme steht aber entgegen, dass die sekundären und primären Charaktere voneinander unabhängig vorkommen können. Einer Mischung der sekundären entspricht nicht immer eine Mischung der primären Geschlechtseigenschaften. Der Gynandromorphismus tritt viel häufiger auf als Zwittrigkeit in den Geschlechtsdrüsen. Dieser Tatsache wird die Annahme gerecht — die Goldschmidt vertritt — dass die primären Charaktere durch selbständige Faktoren vererbt werden, die ähnlich denjenigen der sekundären sind. Die Faktoren beider Eigenschaftsgruppen werden in der Regel miteinander vererbt, können sich aber unter Umständen, da sie selbständige Faktoren sind, trennen. Die Faktoren-Formel für die Vererbung des Geschlechts wird also der Formel für die Bestimmung der sekundären Merkmale entsprechen. Wir haben lediglich für die sekundären die entsprechenden primären Faktoren einzusetzen. Wenn wir mit Goldschmidt den Faktor des männlichen Geschlechts = M, denjenigen des weiblichen = F setzen, so lautet darnach die Formel für die primären Geschlechtsfaktoren:

$$♂ = FFMM; \; ♀ = FFMm.$$

Dabei muss wieder vorausgesetzt werden, dass $M > F$, d. h. der männliche Faktor ist überwiegend (epistatisch) über den weiblichen. Ausserdem aber muss wiederum $FF > M$ sein, d. h. der doppelt vorhandene weibliche Faktor ist stärker als der einfache männliche. Die Versuchsresultate können mit diesen Annahmen in Uebereinstimmung gebracht werden. Ich komme weiter unten darauf nochmals zurück. Nach dem Gesagten erhalten wir die Erbformeln für alle Geschlechtsmerkmale, primäre und sekundäre, durch Addition der Formeln beider Faktorengruppen und es ist:

$$♀ = FFGGMmAa; \; ♂ = FFGGMMAA.$$

Es bleibt nun nur noch übrig, darzulegen, wie Goldschmidt erklärt, dass die sekundären Geschlechtscharaktere bei den Bastardierungen so viel leichter in Mischung auftreten als die

primären, dass also Gynandromorphismus so viel häufiger ist als Zwittrigkeit. Der Autor erklärt dies durch die Annahme, dass bei den Faktoren der primären Geschlechtsmerkmale die Potenzdifferenzen zwischen Lym. dispar und Lym. japonica nicht so gross sind wie diejenigen der sekundären Faktoren und dass ausserdem das epistatische Minimum wesentlich geringer ist. Mit anderen Worten: Das geringste Ueberwiegen der einen Geschlechtstendenz über die andere genügt, um ein eingeschlechtiges Tier zu ermöglichen. Goldschmidt begründet diese Annahme mit der Beobachtung, dass bei denjenigen Kreuzungen, wo Zwitter entstehen, der Gynandromorphismus einen sehr hohen Grad erreicht. Nach seiner Interpretation müssen also hier die Potenzdifferenzen der sekundären Geschlechtsfaktoren G und A sehr gross sein.

Ausser Goldschmidt und Brake haben Schweitzer und Standfuss umfangreiche, äusserst sorgfältige Versuche über die Geschlechtsvererbung bei Lymantria gemacht. Es handelt sich auch hier um Bastardierungen von dispar und japonica. Die Ergebnisse sind von Goldschmidt vielfach abweichend, aber sie sind dennoch durch das gleiche System von Faktoren und durch die Annahme bestimmter Potenzwerte zu erklären. Ich habe im folgenden (Tabelle 2) die Resultate Schweitzers und Standfuss' zusammengestellt. Besonders hat Schweitzer eine Reihe von Kombinationen durchgeführt, die bei Goldschmidt fehlen, und bietet schon dadurch eine wichtige Erweiterung unserer Kenntnisse. Ausserdem aber — und dies ist nicht minder wesentlich — liefern die Kulturen nur selten gynandromorphe Tiere, auch Zwitter sind selten oder fehlen überhaupt. Dagegen zeigen die Zahlen, in denen die Geschlechter auftreten, eigenartige Verhältnisse. Sie sind ebenfalls aus der Tabelle zu erkennen. Dabei fällt noch besonders ins Gewicht, dass die Sterblichkeit bei Schweitzers Kulturen sehr gering ist. Ausser den Schweitzerschen Zahlen sind auch die Resultate Goldschmidts eingetragen, um die Vergleichung zu erleichtern.

Ich möchte, da der Unterschied in den Resultaten Goldschmidts und Schweitzers damit am deutlichsten heraustritt, die von beiden Autoren ausführlich untersuchte Kombination

disp. ♀ × japon. ♂ nochmals näher betrachten.

Kreuzung	Autor	norm. ♀	gyn. ♀	norm. ♂	gyn. ♂
disp. ♀ × jap. ♂ F_1	Go. 1912	0	×	×	71 «Weibchenmännchen» (Zwitter)
	Go. 1913 *	0	0	337	
	Schweitzer 1913	2	0	ca. 1000	
	Standfuss	2	0	über 10.000	
	Schweitzer 1914	0	0	335	20 (Weibchenmännchen?)
disp. ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂	Go. 1912	×	×	×	
	Go. 1913 * (T_1)	19	0	14	9 «Weibchenmännchen» (Zwitter)
	Schweitzer	107 *(1)*	0	101 *(1)*	
	Schweitzer	79 *(1)*	0	171 *(3)*	
jap. ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂	Schweitzer	89 *(1)*	0	77 *(1)*	
jap. ♀ × disp. ♂ F_1	Go. 1912	×	0	×	
	Schweitzer	399 *(1)*	0	388 *(1)*	
	Standfuss	1282 *(1)*	0	1368 *(1)*	
F_2	Goldschmidt	×	?	69	8
	Schweitzer	57 *(5)*	0	90 *(10)*	12 *(1)*
$\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♀ × disp. ♂	Schweitzer	149	0	80	73
disp. ♀ × $\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♂	Schweitzer	56 *(1)*	0	154 *(3)*	
jap. ♀ × $\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♂	Schweitzer	109 *(3)*	0	137 *(5)*	
$\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂	Goldschmidt 1913	×	?	75	12
	Schweitzer	58 *(5)*	0	85 *(10)*	13 *(1)*
	Schweitzer	48 *(5)*	0	75 *(10)*	11 *(1)*

Tabelle 2. Resultate der Lymantria-Zuchten Schweitzers und Standfuss'.

Erklärung: Go. 1912 = Goldschmidts Zuchten der Arbeit 1912, gewöhnliches Lym.-Material. Go. 1913 * = Goldschmidts Weibchen-männchen-Zucht mit besonders starken Potenzunterschieden zwischen dispar und japonica.

× bedeutet, dass Tiere der betr. Kolonne auftreten. 0 bedeutet Fehlen in der betr. Kategorie. Die Zahlenangaben geben den ziffermässigen Bestand der in der betr. Kategorie aufgetretenen Individuen. Die in Klammern gesetzten Ziffern (kursiv) geben an, in welchem Verhältnis nach der Formelberechnung die Individuen jeder Kategorie auftreten sollten.

Bei Goldschmidt und Brake lieferte diese Kombination in F_1 (gewöhnl. Material) mehrmals normale ♂ und gynandromorphe ♀, die jedoch in Hinsicht auf die Geschlechtsdrüsen typisch weiblich waren. Wir haben gesehen, dass das Verhalten der sekundären Merkmale in diesen Versuchen verständlich wird, wenn man für die sekundären Geschlechtsfaktoren setzt: japonica : **G** = 8; **A** = 12 dispar : G = 5; A = 8. Zwittrigkeit kam hier nicht vor. Wir haben das, Goldschmidt folgend, dadurch erklärt, dass die Faktoren für die primären Geschlechtscharaktere weniger differente Stufen bilden. [1])

Ausser diesen Kulturen mit gynandr. ♀♀ fand sich aber unter den Zuchten des gleichen Autors noch eine Bastardzucht dispar ♀ × japonica ♂ (in Tabelle 2 als 1913 * bezeichnet), die nicht nur sehr stark gynandromorphe ♀♀ hervorbrachte, sondern zugleich auch zwitterige ♀♀, sogenannte «Weibchen-männchen». Wir hatten für die Zuchten, wo nur Gynandromorphe auftraten, aber keine Zwitter, mit Goldschmidt angenommen, die Potenzen der primären Faktoren F und M seien bei dispar und japonica gleich oder annähernd gleich. Hier müssen nach Goldschmidts Annahme auch die primären Faktoren stärker verschieden sein und zwar müssen hier für F und M Verhältnisse bestehen, wie wir sie für G und A ausführlich referiert haben. Entweder müssen also die japonica-Faktoren im Vergleich zu dem übrigen Zuchtmaterial höhere oder die dispar-Faktoren niedrigere Potenzen haben. Goldschmidt nimmt das letztere an. Nach Schweitzer wäre auch die erste Möglichkeit denkbar.

[1]) Als Zahlenwerte wären beispielsweise zu setzen: Lym. japonica **F** = 8 **M** = 12; Lym. dispar F = 6,7, M = 10. Die Höhe des epistatischen Minimums spielt auch hier eine grosse Rolle. Sein Wert wurde als + 1 angenommen, halb so gross wie bei den sekundären Charakteren. Das Material ist in seinen Potenzen natürlich als einheitlich angenommen.

Für die sekundären Merkmale muss man dann bei dieser Zucht eine noch grössere Differenz zwischen den beiden Rassen annehmen als für die primären Faktoren, denn die Weibchenmännchen sind in den primären Geschlechtscharakteren weniger männlich als in den sekundären Charakteren.

An diesen Goldschmidtschen Fall schliessen sich nun die Ergebnisse Schweitzers und Standfuss' an. Bei ihren Zuchten dispar ♀ × japonica ♂ des Jahres 1913 traten fast nur ♂♂ auf, auf ca. 1000 ♂♂ Schweitzers und über 10,000 ♂♂ Standfussens je 2 ♀♀. In den Kulturen 1914 (anderes Ausgangsmaterial) wurden ebenfalls dreimal nur ♂♂ beobachtet und in 2 Zuchten kamen auf 355 ♂♂ 20 Gynandromorphe, deren Hoden leider nicht beschrieben werden. Möglicherweise sind unter ihnen und unter einigen hier nicht erwähnten (Locher) Tieren solche mit zwitterigen Geschlechtsdrüsen, wie sie Goldschmidt (1913) bei den Weibchenmännchen beobachtete. Die Differenz in den Potenzwerten zwischen japonica und dispar muss also, wenn wir uns in Uebereinstimmung mit Schweitzer auf den Boden der Goldschmidtschen Hypothese stellen, eine noch stärkere als bei den bisher besprochenen Versuchen sein. Oder, wenn wir das Gesagte des Verständnisses wegen konkreter darstellen, so würden folgende Zahlenwerte, in die Formeln eingesetzt, den Versuchsresultaten genügen:

Japonica **F** = 6,7, **M** = 12
F = 4,2 M = 7,5

Mit diesen Potenzwerten ergibt (dispar ♀ × japonica ♂) ♀ = **FM**Fm = $^{10 \cdot 9}/_{12}$. D. h. die männliche Tendenz überwiegt; das Tier mit weiblicher Konstitution wird zu einem ♂. Das epistatische Minimum ist dabei niedriger genommen als für die sekundären Charaktere.

Es ist klar, dass diese Werte für sämtliche Versuche Schweitzers, bei denen das Ausgangsmaterial gleich war, gelten müssen. D. h. dass die Rechnung mit ihnen in allen Kombinationen zu den in den Versuchen erhaltenen Ergebnissen führen muss. Dies ist tatsächlich auch der Fall. Auf die Durchführung der Rechnung muss ich naturgemäss verzichten. — Als bemerkenswert ist aber noch beizufügen, dass Schweitzer mit dem anderen, oben schon genannten Ausgangsmaterial (1914) ein Resultat

erzielte, das den Goldschmidtschen Ergebnissen eher näher kommt. Es fehlten zwar auch an diesen Zuchten disp. ♀ × japonica ♂ die ♀♀. Aber auf 335 normale ♂♂ traten 20 schwach gynandromorphe ♂♂ auf. Die Hoden dieser Tiere wurden leider nicht untersucht.

Erörterungen zur Goldschmidtschen Erklärung.

1. Der Potenzbegriff. An sich ist gegen die Einführung der Potenzwerte nichts einzuwenden. Seine Anwendung ist im Gegenteil recht suggestiv und die damit gegebenen Erklärungsmöglichkeiten reichen weit.

Auch ist hervorzuheben, dass man in anderen Gebieten des Mendelismus ebenfalls zum Begriff der Potenz gelangt ist. Schwierigkeiten aber macht das hohe Mass von Variabilität, welches nach Goldschmidt den Potenzwerten zukommt. Wenn wir beispielsweise annehmen, die Potenz des Faktors A bei Lymantria japonica habe den Wert 12, so würde nach dem Autor dieser Wert zwischen 10 und 14 fluktuieren können. Die Fluktuationen gingen weit über die Breite des epistatischen Minimums hinaus.

Nach Goldschmidt können diese Fluktuationen individuell sein. Es würde also unter Tieren des gleichen reinen Geleges ein Individuum — um bei dem oben erwähnten Faktor A zu bleiben — den Wert A = 10, ein zweites A = 12, ein drittes A = 14 besitzen. Der Vorteil dieser Variabilität liegt nach Goldschmidt darin, dass dadurch grosse Schwankungen im Auftreten der gynandromorphen und der normalen Tiere verständlich werden. Man mag dies zugeben, aber man darf jedenfalls nicht in allen Fällen eine starke individuelle Variabilität annehmen. Es wäre sonst nicht zu verstehen, warum bei dispar ♀ × japonica ♂ in Goldschmidts gewöhnlichen Kulturen immer nur gynandromorphe ♀♀ auftreten. Es wäre auch nicht verständlich, warum in manchen Versuchsreihen die Gynandromorphen wiederholt in so bestimmten Zahlenverhältnissen erscheinen. Vor allem zeichnen sich die Schweitzerschen Zuchten durch eine solche Konstanz aus. Sprechend sind in dieser Hinsicht vor allem die Bastarde $\frac{\text{jap. ♀}}{\text{disp. ♂}}$ ♀ × $\frac{\text{disp. ♀}}{\text{jap. ♂}}$ ♂ und die F_2-Nachkommen von

jap. ♀ × disp. ♂. Der Leser vergleiche hiefür die Tabelle 2. Dort sind hinter den Versuchszahlen, die angeben, wie viele Individuen der betr. Kategorie wirklich auftraten, in Klammern und kursiv die Verhältniszahlen eingetragen, die nach der Berechnung zu erwarten sind. Die Uebereinstimmung ist hier und in anderen Kombinationen sehr augenfällig.

Allgemein muss man gegenüber der individuellen fluktuierenden Variabilität bemerken, dass durch sie die Berechnungen eine enorme Dehnbarkeit erhalten, die der Schlüssigkeit des Beweises starken Eintrag tut. Denn, wo die Grundlage zur Berechnung so schwankend ist, beweist auch eine Uebereinstimmung der Berechnung mit dem Versuch nicht mehr viel. Es wird überdies, wenn zwischen den einzelnen Sippen Unterschiede im Potenzniveau bestehen, die Annahme individueller, stärkerer Fluktuationen beinahe überflüssig.

Neben dem Verhalten der sekundären liefert auch das Verhalten der primären Charaktere ein Argument gegen ein solches Fluktuieren der Potenzen. Vor allem ist in dieser Hinsicht wieder das Schweitzer-Standfusssche Material zu nennen. Es wäre unter der Annahme starken Fluktuierens kaum verständlich, dass bei dispar ♀ × japonica ♂ unter über 11,000 Tieren nur 4 ♀♀ auftraten. Ebensowenig wäre es denkbar, dass im Auftreten der ♂♂ und ♀♀ wiederholt Mendelsche Zahlen innegehalten werden könnten. Dies ist jedoch für eine Anzahl von Fällen typisch. So ist, um 2 Beispiele (Tabelle 2) zu nennen, bei

$$\text{dispar } ♀ \times \frac{\text{disp. } ♀}{\text{jap. } ♂} \; ♂$$

das Verhältnis ♂ : ♀ = 101 : 107 (Berechnung 1 : 1),

$$\text{bei jap. } ♀ \times \frac{\text{disp. } ♀}{\text{jap. } ♂} \quad 77 \; ♂ : 89 \; ♀ \text{ (Berechnung 1 : 1).}$$

Ausserdem hätten ohne jeden Zweifel, wenn Fluktuationen vorkämen, neben reinen ♀ und ♂ auch Zwitter und Gynandromorphe beobachtet werden müssen. Dies ist — was Gynandromorphe betrifft [1]) — nur in wenigen Zuchten der Fall, und dort in bestimmten Zahlenverhältnissen, so dass auch hier für Fluktuationen kein Platz ist.

[1]) Die Geschlechtsdrüsen wurden bei den Faltern des Schweitzerschen Materials nicht mikroskopisch untersucht. Makroskopisch waren sie eingeschlechtig.

Anders als die individuellen Potenzschwankungen sind die Verschiedenheiten der Potenzen von Sippe zu Sippe zu beurteilen. Dass sie hier zu erwarten sind, vermögen schon die Inzucht-Versuche von Brake-Goldschmidt wahrscheinlich zu machen, denn durch diese Versuche wird die Veränderlichkeit der Potenzwerte gezeigt. [1]) Neuerdings bringen die Schweitzer-Standfussschen Versuche, zumal wenn man sie mit Goldschmidts Resultaten vergleicht, weiteres Beweismaterial. Denn es müssen bei Schweitzer und Standfuss die Potenzen der japonica von denjenigen der dispar einen viel stärkeren Abstand haben, als bei dem Goldschmidtschen Material, sie müssen also bei der einen oder bei beiden Rassen andere Werte haben. Die Faktoren der sekundären Geschlechtsmerkmale müssen bei dem Material Schweitzers und Standfuss' in ähnlichen Verhältnissen wie die primären Faktoren stehen. Dies geht daraus hervor, dass die wenigsten Kombinationen Gynandromorphe erzeugen. Also auch hierin müssen die Potenzwerte dieses Materials von dem Material Goldschmidts und Brakes sich unterscheiden. —

Ausser mit dem eben genannten, experimentierte Goldschmidt noch mit einem zweiten dispar × japonica-Material (das oben mit 1913 * bezeichnete), welches dem Schweitzerschen ähnlicher war, aber immerhin nicht einen so extremen Abstand zwischen japonica und dispar besass.

Das Gesagte zeigt, dass die verschiedenen Sippen beider Lymantriarassen sich in ihren Potenzstufen unterscheiden. Es ist auch klar, wie Goldschmidt neuerdings (1915) hervorhebt,

---

[1]) Durch Inzucht soll nach Goldschmidt der Potenzwert von G herabgesetzt werden. Darauf soll das Entstehen gynandromorpher ♀♀ bei langer Inzucht beruhen. Standfuss (1912) hat dagegen eingewendet, dass bei seinen ausgedehnten Inzuchtversuchen höchst selten Gynandromorphe auftraten. Man wird, auch wenn dieser Einwand stichhaltig ist, trotzdem Potenzunterschiede zwischen den einzelnen Lymantriasippen annehmen müssen. Es ist vielleicht denkbar, dass das Lymantria-Material Goldschmidts und Brakes in seinen Potenzen labiler ist, was mit den Versuchsresultaten übereinstimmen würde, und dass es deshalb von Inzucht auch stärker beeinflusst werden konnte. — Nebenbei mag hier bemerkt werden, dass einzelne Versuche von Schweitzer und Goldschmidt eine Beeinflussung der Geschlechtspotenzen durch Fütterung der Raupen als denkbar erscheinen lassen.

dass Mendelsche Zahlen nur bei gewissen Potenzstufen herauskommen werden, bei anderen aber nicht.

Man wird auch gegen diese Annahme der von Sippe zu Sippe verschiedenen Potenzwerte einwenden können, das Beweisverfahren werde damit sehr schwankend, denn es ist klar, dass sich beinahe jedes Versuchsresultat wird erklären lassen, sobald man die Potenzwerte nach Belieben ansetzen darf. Die Experimente Goldschmidts sind in dieser Beziehung lückenhaft: einerseits ist die Sterblichkeit bei den meisten Versuchen ziemlich gross Man weiss in einzelnen Fällen nicht, ob nicht ganze Kategorien Gynandromorpher weggefallen sind. Andererseits sind, was die sekundären Merkmale betrifft, Versuche, wo der Gynandromorphismus beider Geschlechter zugleich eingehend analysiert ist, nicht vorhanden.[1]) Drittens sind mit einem sicher einheitlichen Material immer nur ein Teil der verschiedenen Kombinationen durchgeführt worden. Ob das Material der Jahre 1911/12[2]) und 1913 in seinen Potenzwerten identisch war, lässt sich aus den bisherigen Versuchen nicht sicher feststellen. Darunter leidet wiederum die Sicherheit der Argumentation.

2. Das epistatische Minimum. In der ♀- wie in der ♂-Formel stehen sich männliche und weibliche Potenzen gegenüber. Ueberwiegt deutlich die eine, so wird das Tier eingeschlechtig. Stehen sie genau im Gleichgewicht, so entsteht ein Gynandromorph, wenn es sich um ein Gleichgewicht der sekundären, ein Zwitter, wenn es sich um ein Gleichgewicht der primären Faktoren handelt. Es entsteht aber nach Goldschmidts Annahme auch dann noch ein Gynandromorph oder Zwitter, wenn das Gleichgewicht nicht vollständig ist. Die eine Geschlechtstendenz darf der andern in geringem Grade unterlegen oder überlegen sein. Die Grenze, bis zu der dies gehen kann, ohne dass die eine Geschlechtstendenz allein massgebend wird, und damit ein eingeschlechtiger Falter entsteht, wurde oben mit Goldschmidt als epistatisches Minimum bezeichnet.

---

[1]) Dies ist z. B. bei den in 1913 S. 286 analysierten Kreuzungen der Fall. Goldschmidt berücksichtigt nur die männlichen Gynandromorphe, «da die ♀♀ uns hier nicht interessieren».

[2]) Von den die Weibchenmännchen liefernden Sippen ist dabei abgesehen.

Die Festsetzung dieses Minimums ist willkürlich. Sie ist jedoch für die Festsetzung der Potenzwerte sehr wesentlich. Ist z. B. das epistatische Minimum sehr gross, so genügen auch geringere Potenzunterschiede bei den gekreuzten Rassen, um Gynandromorphe hervorzubringen. Ueberdies hängt auch die Festsetzung der Potenzwerte der männlichen und weiblichen Faktoren innerhalb jeder Sippe vom epistatischen Minimum ab. Es trägt nach dem gesagten die Festsetzung des epistatischen Minimums — so notwendig seine Annahme auch sein mag — wiederum ein stark schwankendes und willkürliches Moment in die theoretische Berechnung hinein.

Die im vorstehenden referierten Ergebnisse folgen aus Goldschmidts bis 1913 angestellten Versuchen und sind in den beiden bisherigen Hauptarbeiten 1912 und 1913 niedergelegt. 1915 erschien eine vorläufige Mitteilung über umfassende weitere Versuche, deren Ergebnisse im folgenden skizziert sind, wobei zugleich bemerkt sei, ob sie — wenigstens nach dem vorläufigen Bericht — die bisherigen Resultate bestätigen, erweitern oder ihnen widersprechen.

Fast alle neuen Versuche beschäftigen sich mit dem Ausfall des Geschlechtes selbst und nicht mit den sekundären Geschlechtsmerkmalen. Es gelang Goldschmidt alle Stufen der Zwischengeschlechtigkeit, der Intersexualität, die vom reinen ♀ zum ♂ übergehen, zu erziehen. Ausserdem gelang es nach seinen Angaben, eine Reihe von Zwischenstufen, die vom reinen ♂ zum ♀ führen, zu züchten. Hier jedoch ging die Geschlechtsverschiebung nur bis zu $^3/_4$ Weiblichkeit. — Das Zustandekommen dieser verschiedenen geschlechtlichen Zwischenstufen, die Goldschmidt als Intersexe bezeichnet, hängt davon ab, in welchem Grad die Potenzen der gekreuzten Sippen verschieden sind. Ob die Sippen dispar oder japonica angehören, ist gleichgültig. Die stärksten Geschlechtsverschiebungen treten stets dann ein, wenn höchstpotente und sehr niedrig potente Tiere gekreuzt werden. Die Nachkommenschaft wird dagegen normal, wenn Formen gleicher oder ähnlicher Potenz verwendet werden. Jede Rasse ist durch bestimmte Potenzen der Geschlechtsfaktoren gekenn-

zeichnet. Sobald diese für die beiden verwendeten Rassen bekannt sind, lässt sich nach Goldschmidt das Ergebnis voraussagen. Diese Resultate stehen, wie leicht zu erkennen ist, mit den ausführlicher referierten Ergebnissen der Arbeiten I und II in Einklang.

Dagegen haben die Beobachtungen über das Auftreten männlicher Intersexe (Zwitter) wesentliche neue Resultate gebracht. Es gibt Kreuzungen — sie werden von Goldschmidt noch nicht näher erläutert — wo in der ersten Bastardgeneration sämtliche Weibchen normal und sämtliche Männchen stark intersexuell sind. Dieses Resultat ist nach dem Autor von fundamentaler Bedeutung für die Auffassung der Faktorenformel. Er lässt die bisher gebrauchten Formeln bestehen; also ♀ = FF Mm und ♂ = FFMM. Aber das Wesen der Faktoren ändert er zum Teil ab. Die bisherige Erklärung ging dahin, dass alle Faktoren mendelnde Charaktere sind. Die Berechnung der Versuchserwartungen erfolgte auf dieser Grundlage, und war, wie wir gesehen, nicht ohne Erfolg. Aus den letzterwähnten Versuchen der Arbeit 1915 jedoch leitet er als sehr wahrscheinlich ab, dass der weibliche Teil der Geschlechtsformeln FF Mm = ♀ und FFMM = ♂ nicht mendelistisch, sondern mütterlich, also protoplasmatisch vererbt werde.

Es ist naturgemäss auf Grund der wenigen vorläufigen Angaben nicht möglich, dieser neuen Interpretation gegenüber einen anderen als einen abwartenden Standpunkt einzunehmen. An sich könnte das erwähnte Versuchsergebnis auch mit einer rein mendelistischen Auffassung der Formel erkärt werden. Wenn F den Potenzwert von M erreicht, müssen alle Männchen (FFMM) Intersexe werden, alle Weibchen (FF Mm) aber nur um so überwiegender weiblich werden.

Endlich mag hier noch ein allgemeiner Punkt Platz finden. Wie besonders deutlich aus Poppelbaums «Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden» (1913) hervorgeht, bestehen zwischen dem Gynandromorphismus der ♂♂ und der ♀♀ tiefgehende Unterschiede. Uebergänge zwischen beiden gibt es nicht.

Die weiblichen Gynandromorphen haben ein sehr feines Mosaik weisser Fleckchen auf braunen Flügeln. Bei den männ-

lichen Gynandromorphen aber wird der Flügel von breiten, hellen Streifen durchzogen. Eine Durchsicht der sämtlichen bei Goldschmidt, Poppelbaum und Schweitzer-Standfuss erwähnten und abgebildeten Gynandromorphen gestattet, dieses Verhalten noch etwas weiter zu verfolgen. Es hängt nicht vom Geschlecht an sich, sondern — wenn wir uns der Goldschmidtschen Anschauung bedienen — von der Konstitutionsformel der Gynandromorphen ab, wie die Mischung sich auf den Flügeln ausprägt. Ein Tier von weiblicher (heterogametischer) Konstitution FFGG MmAa besitzt — soweit die Beobachtungen gehen — stets ein fein verteiltes Mosaik, auch dann, wenn das Geschlecht selbst in männlicher Richtung verschoben wurde. Ein Tier von männlicher Konstitution aber besitzt ein grobes Mosaik.

Die genannte Verschiedenheit der Gynandromorphen bietet der hier referierten Erklärung nach der Goldschmidtschen Formel einige Schwierigkeiten. Die Formel rechnet nur nach dem Stärkeverhältnis der Geschlechtstendenzen. Es wären für alle Gleichgewichtszustände gleiche Zwitter zu erwarten. Dies ist jedoch nicht der Fall. Der neueste Erklärungsversuch Goldschmidts scheint dieser Schwierigkeit Rechnung zu tragen. Denn wenn der weibliche Teil der Geschlechtsformel protoplasmatisch vererbt wird, der männliche aber mendelistisch, — genauere Anhaltspunkte gibt Goldschmidt nicht — so heisst das mit anderen Worten, dass die beiden Geschlechtstendenzen, ganz allgemein gefasst, in verschiedener Weise mit Plasma und Kern in Beziehung stehen. Es könnte darnach auch ein verschiedenes Resultat erwartet werden, je nachdem die weibliche Tendenz oder die männliche Tendenz zum Uebergewicht gelangt. — Ob die Verschiedenheit der Gynandromorphe auf andere Weise mit der verschiedenen Formelkonstitution in Beziehung gebracht werden kann, oder ob sie z. B. durch Verschiedenheiten in der Entwicklung erklärt werden könnte, möchte ich nicht entscheiden. [1])

Endlich müssen wir noch auf eine Erscheinung in Kürze hinweisen, die ein grosses Interesse verdient. Wir haben oben erwähnt, dass in einer Zucht dispar ♀ × japonica ♂ des Jahres 1912 Goldschmidt nicht wie gewöhnlich normale ♂♂ und

[1]) Es sei in diesem Zusammenhang auch an die Arbeit Steches (1912) erinnert. Die Haemolymphe ist bei männlichen und weiblichen Lepidopterenlarven verschieden.

gynandromorphe ♀♀ erzielte, sondern dass in diesem Fall nur ♂♂ auftraten, unter denen eine Anzahl (die «Weibchenmännchen») zwitterige Geschlechtsorgane hatten. Diese Tiere sind als umgewandelte ♀♀ zu betrachten, bei denen trotz ihrer weiblichen Konstitution die männliche Tendenz das Uebergewicht hat. Goldschmidt (1913) nimmt auf Grund guter Beobachtungen an, dass die Entwicklung dieser Individuen weiblich beginnt und dass sich erst allmählich die weibliche Geschlechtsdrüse in eine männliche umwandelt. Es ist noch unerklärt, worauf diese allmähliche Umwandlung zurückgeführt werden muss, ob auf die Wirkung der durch die Formel ausgedrückten geschlechtsvererbenden Faktoren allein, oder ausserdem auf andere in der Organisation des Somas gelegenen Ursachen. An sich wäre zunächst, da die weibliche Konstitution der Weibchenmännchen bereits mit der Befruchtung (syngam) eine überwiegende männliche Tendenz besitzt, von Anfang an eine männliche abgeänderte Geschlechtsdrüse zu erwarten. Es ist also die Frage, ob hier eine Erklärung lediglich auf Grund der Formelfaktoren genügt.

Zusammenfassung. Die Goldschmidtsche Hypothese ist im Stande, die vielgestaltigen Tatsachen der Lymantriaversuche gut zu erklären. Vor allem ist zu beachten, dass sich auch die Schweitzerschen Versuche, wie dies ihr Autor selbst hervorhebt, in den Rahmen der Hypothese einfügen. Ferner ist beizufügen, dass Goldschmidt die gleiche Geschlechtsvererbungshypothese auch auf andere Fälle der Geschlechtsvererbung angewendet hat und zwar mit Erfolg. Ausserdem sei bemerkt, dass andere Autoren (Morgan u. a.) auf Grund anderer Untersuchungen ebenfalls zu einer gleichgebauten oder ähnlichen Formel der geschlechtsvererbenden Faktoren gelangten. Man muss allerdings das Wesen der erklärenden Kraft in Goldschmidts Hypothese in zweierlei Richtungen suchen. Sie kann darin liegen, dass die Faktoren und die Art ihrer Zusammenstellung in den Formeln FF MM = ♂ und FF Mm = ♀, und endlich auch die Annahme der Potenzwerte das Richtige trifft. Sie kann aber auch darin liegen, dass die Annahmen der Hypothese so dehnbar sind, dass diese auf jeden Einzelfall passend gemacht werden kann.

2. Über die Geschlechtsbestimmung und Geschlechtsvererbung bei Bonellia.

Man kommt auf Grund der Analysen mehrerer Autoren, wie im vorstehenden ausgeführt wurde, zum Ergebnis, dass das Geschlecht bei dem Schmetterling Lymantria auf Grund von bestimmten im Ei und im Sperma liegenden Erb-Faktoren vererbt wird. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt in diesem Fall progam, d. h. die bestimmenden Faktoren liegen schon vor der Befruchtung vorbestimmt im Ei und Spermatozoon. Sie vererben sich von einer Generation auf die andere. Die Geschlechtsbestimmung erfolgt aber auch syngam, da das endgültige Resultat, die schliessliche das Geschlecht bestimmende Faktorenkombination erst mit der Vereinigung der beiden Geschlechtszellen zu stande kommt. — Ob diese Kombination oder die sie zusammensetzenden Faktoren nach der Befruchtung wirklich in keiner Weise mehr beeinflusst werden können, ist wohl noch nicht völlig entschieden. Die Weibchenmännchen mit ihrer Umwandlung der Ovarien in Hoden dürften für diese Frage ein wertvolles Material bilden. Es leuchtet ein, dass auch die progamen Faktoren nicht jeglichen übergeordneten Einflüssen entzogen sein können. Sonst wären Sippen mit verschiedenen Faktorenpotenzen nicht denkbar. Normalerweise aber sind solche Einflüsse offenbar nicht vorhanden.

Im folgenden ist diesem progam-syngamen Modus der Geschlechtsbestimmung bei Lymantria ein Gegenbeispiel gegenübergestellt: die Bestimmung des Geschlechts bei Bonellia, einer marinen Wurmform. Es sind auch bei dieser Spezies progame geschlechtsbestimmende Faktoren vorhanden. Das Interessante aber liegt hier darin, dass eine normale Geschlechtsnorm durch sie allein nicht erreicht wird; diese wird erst durch metagame Einflüsse gegeben, d. h. durch Faktoren, die erst nach der Befruchtung, während der Entwicklung des Individuums selbst das Geschlecht beeinflussen.

Zunächst sei auf einige Eigentümlichkeiten der Morphologie und der Entwicklungsgeschichte des Versuchstieres, der Bonellia viridis hingewiesen. Bei Bonellia besteht ein tiefgreifender Geschlechtsdimorphismus. Das ♀ ist ein ansehnlicher grüner Wurm von mehreren cm Rumpflänge, mit 2 bauchständigen Borsten, einem geräumigem Coelom und einem langen, rüsselartigen, vorn

gegabelten Kopflappen. Die intensive grüne Farbe rührt von grünen Pigmenttröpfchen her. Das ausgewachsene ♂ dagegen ist nur wenige mm lang, kaum pigmentiert, ein planarienartiges Würmchen, mit Cilien bekleidet, mit engem Coelom, ohne Borsten und ohne rüsselartigen Kopflappen. In beifolgender Tabelle 3. sind die Hauptmerkmale des Dimorphismus — nicht nur die eben genannten — zusammengestellt. Im übrigen sei auf die einschlägigen Arbeiten[1]) verwiesen. Es gibt kaum eine Eigenschaft des Bonellia-Körpers, die nicht geschlechtsdimorph wäre. Wir müssen alle Charaktere als sekundäre Geschlechtsmerkmale bezeichnen.

Der verschiedenen Organisation der beiden Geschlechter entspricht eine verschiedene Lebensweise. Das Weibchen ist freilebend und nährt sich von organischen Resten. Die Männchen dagegen leben als Commensalen spezifischer Art im äussersten, der Mündung nach aussen zunächst gelegenen Teil des Uterus.

Wie die Morphologie ist auch die Entwicklungsgeschichte der beiden Geschlechter verschieden. Sie scheint nur bis zu einem frühern Larvenstadium für ♀ und ♂ identisch zu sein. Das ♀ legt grössere Mengen Eier ab, die beim Austreten aus dem Uterus vom Samen der dort lebenden ♂♂ befruchtet werden. Aus den Eiern entwickeln sich schwärmende, grüne pigmentierte Larven mit zwei Wimperkränzen, zwei Augenflecken, ohne Mund, Oesophagus und After. Die Ernährung geschieht auf Kosten von Reservestoffen, die schon im Ei enthalten sind. Bis zu diesem Stadium konnte keine Differenzierung männlicher und weiblicher Larven beobachtet werden. Nun tritt sie ein. Bringt man eine Anzahl schwärmender Larven zu einem ausgewachsenen ♀, so setzen sie sich — alle oder eine Anzahl — an dem Rüssel des ♀ fest; sie entwickeln sich,[2]) am Rüssel klebend, innert einigen Tagen zu fast fertigen, typischen ♂. Dann lösen sie sich von ihrem Standort los und kriechen dem Rüssel entlang bis zur Geschlechtsöffnung und in den Uterusvorraum, wo sie lange Zeit

---

[1]) U. A.: J. W. Spengel. 1879. Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. I. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 1.

— F. Baltzer 1912. Ueber die Entwicklungsgeschichte von Bonellia. Verhandl. d. D. Zool. Ges., 22. Vers.

[2]) Vergl. vor allem Spengel 1879; ausserdem Baltzer 1912.

Tabelle 3. Dimorphismus des ♀ und ♂ bei Bonellia viridis

	Habitus	Grösse	Borsten	Coelom	Darm	Geschl.-App	Exkretions-Organ	Lebensweise
♀	Körper walzenfg. nicht bewimpert, Kopflappen lang, rüsselförmig, vorn gegabelt; bewimpert	Körper einige cm, Kopflappen bis ca. 1 m	2, ventral, hinter Mund, symmetrisch zum Bauchmark	geräumig	mit Mund, Oesophagus, Mitteldarm, After.	1 Uterus = Sack mit Mündung nach aussen und Trichter gegen Coelom, Ovar an Bauchgefäss	zuerst Proto-nephridien, dann Meta-nephridien. Beide vorüber-gehend. Dauernd: Analblasen	freilebend
♂	Turbellarienartig, allseitig bewimpert	einige mm	keine	eng	nur Mittel-darm, ohne Mund, Oesophagus, After.	Samen-schlauch = umgewand. Oesophagus. Entwicklg. der Geschlechts-zellen an den Seiten der Leibes-höhlenwand	vorüber-gehend Proto-nephridien. Dauernd: Meta-nephridien. Keine Analblasen	lebt im Uterus des ♀

am Leben bleiben. Andere Larven entwickeln sich nicht am Rüssel eines erwachsenen ♀, sondern im Schlamm weiter. Sie zeigen ebenfalls in wenigen Tagen — wenn auch etwas später als die ♂♂ — die Charaktere junger ♀♀. Sie besitzen ein geräumiges Coelom, Borsten, Analblasen, einen naturgemäss noch relativ kleinen Rüssel etc. Das Ovar besitzen sie erst in Anlage.

Die Experimente[1]) haben gezeigt, dass zwischen der Entwicklungsweise — einerseits am Rüssel, andrerseits freilebend — und der Bestimmung des Geschlechts ein enger Zusammenhang besteht. Gibt man, wenn man so sagen darf, allen Larven das Milieu «Rüssel», indem man sie alle zum Ansetzen an erwachsenen ♀♀ bringt, so werden alle zu ♂♂. Zwingt man sie dagegen zu «Freileben», indem man ihnen alle erwachsenen ♀♀ fernhält, so werden alle oder fast alle zu ♀♀. Trotzdem die ♂♂ und ♀♀ so verschieden sind, kann also jede Larve zu einem ♂ oder ♀ werden.

Beweisend hiefür sind eine Anzahl Versuchsreihen, von denen wir folgende drei näher beschreiben wollen. Sie hatten zum Ziel: A. Erzeugung von Männchen, B. Erzeugung von Weibchen, C. von Gynandromorphen.

Alle drei Versuchsreihen wurden mit dem Eimaterial eines ♀ ausgeführt. Ob alle Eier durch das gleiche ♂ befruchtet wurden, ist nicht bekannt. Dies ist aber auch, da das Eimaterial gleichmässig auf die Versuche verteilt wurde, ohne Belang.

Versuch A. Ausgangsmaterial 87 Larven. Im Verlauf von 6 Tagen setzten sich 70 Larven an den Rüsseln verschiedener ausgewachsener ♀♀ fest und entwickelten sich in der Folge zu ♂♂, 14 Larven gingen verloren. 3 Larven blieben indifferent. Keine Larve entwickelte sich in weiblicher Richtung. Soweit die Beobachtung reicht, haben sich also alle Larven zu ♂♂ entwickelt.[2])

---

[1]) Vergl. F. Baltzer. Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. zool. Stat. Neapel. Bd. 22. 1914.

[2]) Man kann die Rechnung zu Ungunsten des ♂♂-Bestandes führen, indem man annimmt, alle verloren gegangenen Larven hätten sich zu ♀♀ entwickelt. Dann wären von 84 Larven 70 männlich geworden = 83%. Rechnet man zu Gunsten des ♂♂-Bestandes nur mit den Larven, die sich wirklich weiter entwickelt haben, so sind 100% zu ♂♂ geworden.

Versuch B. Ausgangsmaterial: 98 Larven. Die Tiere wurden in einem Glasgefäss mit einer dünnen Schicht Schlammgrund gezüchtet. 91 Larven entwickelten sich zu jungen ♀♀ = 98%[1]), 2 zu ♂♂, 1 Larve blieb indifferent, 4 Larven gingen verloren.

Man könnte auf den Gedanken kommen, besondere Einflüsse des Schlammgrundes hätten einen geschlechtsbestimmenden Einfluss ausgeübt. Dies ist nicht der Fall; auch im reinen Glasgefäss ergibt sich ein gewaltiger Ueberschuss von ♀♀.

Auf die Versuchsserie C (Gynandromorphe) werden wir weiter unten eingehen.

Fassen wir das Resultat der beschriebenen Versuche zusammen, so ergibt sich: Sorgt man dafür, dass die schwärmenden Larven Gelegenheit haben, sich an den Rüsseln erwachsener ♀♀ anzusetzen, so werden sie alle oder die grosse Mehrzahl, mindestens etwa 80%, zu Männchen. Ist den schwärmenden Larven diese Gelegenheit nicht gegeben, sind sie zu freier Lebensweise genötigt, so werden sie ganz überwiegend zu Weibchen.

Der Mechanismus der Geschlechtsbestimmung lässt sich auf Grund der angegebenen Versuchsresultate sowie einer Anzahl anderer Beobachtungen feststellen. Zunächst ist die Folgerung zu ziehen, dass die Larven nicht zum voraus, progam oder syngam, fest und unbeeinflussbar, zur Entwicklung in männlicher oder weiblicher Richtung bestimmt sind, denn die Ausgangsmaterialien für die beiden Versuche sind gleichwertig: eine grössere Zahl beliebig ausgewählter Eier. Bei progam-syngamer Geschlechtsbestimmung könnten nicht dermassen verschobene Geschlechtsproportionen zu Stande kommen. Vielmehr wird man ohne weiteres den Schluss ziehen, dass die in der Versuchsanordnung verschieden auftretenden Faktoren: das «Rüsselmilieu» einerseits, das «Freileben» andererseits, geschlechtsbestimmend gewirkt haben. Mit anderen Worten: Die Geschlechtsbestimmung unterliegt bei Bonellia äusseren Einflüssen, die erst während der Larvenentwicklung einsetzen. Sie hängt von metagamen Faktoren ab. Die Entwicklung am Rüssel erwachsener Weibchen bestimmt die Larve in männlicher Richtung. Bei freilebender Entwicklung dagegen wird das Geschlecht in weiblicher Richtung bestimmt.

[1]) Die verlorenen und die indifferent gebliebene Larve nicht gerechnet.

Die Probe auf die Richtigkeit dieser Auffassung wird von einer dritten Versuchsanordnung geliefert:

Versuch C. Erzeugung von Gynandromorphen. Lässt man die Larven sich am Rüssel eines erwachsenen Weibchens festsetzen und sie dort ihre Entwicklung beginnen, entfernt man sie jedoch während dieser Entwicklung und nötigt sie zu Freileben, so entstehen Tiere, die männliche und weibliche sekundäre Geschlechtsmerkmale gemischt besitzen — es entstehen Gynandromorphe. In beifolgender Tabelle 4 sind diese Ergebnisse zusammengestellt.

Tabelle 4.

Dauer des Festsitzens der Larven am Rüssel	Total	Es entwickeln sich zu			
		♀♀	Gynandr.	♂♂	
½ Tag	26	5	8	5	Rest verloren
1 Tag	12	4	6	2	
2 Tage	35	—	—	35	
3 Tage	13	—	—	13	

Die Tabelle beweist aufs schlagendste, dass eine Kombination des metagamen männchenbestimmenden Einflusses — der Lebensweise am Rüssel — mit dem weibchenbestimmenden Einfluss — Freileben — auch eine Kombination der sekundären Merkmale beider Geschlechter nach sich zieht.[1]) Unter den Larven, die sich einen halben oder einen Tag an einem Rüssel entwickelt haben und dann abgenommen wurden, treten Gynandromophe auf. Erst bei Larven, die 2 Tage und länger festsassen, ist die männliche Entwicklungsrichtung immer festgelegt. Es wäre zu erwarten, dass der Grad des Gynandromorphismus, also der weibliche und männliche Einschlag verschieden ausfallen wird, je nach der Zeit, während der man die Versuchslarven am Rüssel sich entwickeln liess, bevor man sie abnahm und zu freier Lebensweise nötigte. Eine solche Beziehung ist auch in der Tat feststellbar. Sie tritt aber nicht durchaus regelmässig hervor. Man muss annehmen, dass noch andere Einflüsse eine Rolle spielen. Wir werden im folgenden sehen, dass auch bei Bonellia nicht

[1]) Ueber die Mischung der primären Charaktere liegen für die Gynandromorphen noch nicht genügende Beobachtungen vor. Sie enthalten in erhöhtem Mass Spermienbüschel; in welchem Grad aber die Ovarien entwickelt sind, wurde noch nicht untersucht.

allein metagame Faktoren bei der Geschlechtsbestimmung massgebend sind.

Auf die Morphologie der Gynandromorphen möchte ich, da uns hier lediglich die Frage der Geschlechtsbestimmung interessiert, nicht eingehen.[1])

Die nächste Frage, die sich aus den Versuchsresultaten ergibt, betrifft die Natur des männchenbestimmenden metagamen Faktors. Die Larven heften sich mittelst Drüsensekretes ziemlich fest am Rüssel des ♀ an. Sie liegen mit ihrer ganzen Bauchseite der Rüsselfläche dicht auf. Der geschlechts bestimmende Einfluss könnte darnach auf einer Kontaktwirkung beruhen, oder aber es könnte von den Larven eine das Geschlecht in männlicher Richtung beeinflussende Substanz aus dem Rüsselgewebe aufgenommen werden Der Einfluss wäre in diesem Fall ein chemischer.

Um zwischen den genannten Möglichkeiten zu entscheiden, wurden zweierlei Versuche unternommen. Einerseits wurde aus Rüsselsubstanz durch Ausquetschen zwischen Glasplatten ein Pressaft gewonnen. Er wurde schwärmenden Larven beigegeben. Diese Versuche hatten keinen entscheidenden Erfolg. Sie mussten seinerzeit (1913) aus Mangel an Material aufgegeben werden und konnten seither nicht wiederholt werden.

Andererseits wurde den Larven nicht ein gewöhnliches, sondern ein mit Methylenblau intravital gefärbtes ♀ zum Ansetzen gegeben.[2]) Larven, die sich an einen derartigen blauen Rüssel anhefteten, nahmen reichlich Methylenblau auf. Dieses liess sich in den Epidermiszellen in feinen Tröpfchen nachweisen. Larven, die sich nicht ansetzten, sondern im gleichen Gefäss weiter schwärmten, enthielten kein Blau. Der Versuch fiel somit positiv aus und zeigte jedenfalls, dass die Aufnahme einer Substanz — die in diesem Fall männchenbestimmender Natur wäre — aus dem Rüsselgewebe durch die Larve mindestens möglich ist.[3])

---

[1]) Eine Anzahl Gynandromorphe sind beschrieben in meiner Arbeit 1914.

[2]) Bevor die Larven beigegeben wurden, wurde das alte Tier in reines, fliessendes Seewasser verbracht und auf diese Weise alles nur aussen an der Körperoberfläche haftende Methylenblau entfernt.

[3]) Es wäre nach den Erfahrungen über innere Sekretion denkbar, dass nur erwachsene Tiere, also Tiere, deren Ovarien sich zur Reife entwickelt haben, einen geschlechtsbestimmenden Einfluss auf ansitzende Larven ausüben können. Junge Tiere dagegen, wo das Ovar erst in Anlage vorhanden ist, wären dazu nicht fähig. Die Frage ist nicht untersucht.

Wir haben bisher nachgewiesen, dass bei der Geschlechtsbestimmung der Bonellialarven ein metagamer äusserer Faktor die männliche Geschlechtsentwicklung entscheidet, und wir können ihn allgemein als «Rüsselmilieu» bezeichnen. Die weitere Frage, die wir stellen müssen, ist die: Welche Faktoren sind ausserdem bei der Geschlechtsbestimmung der Bonellia noch wirksam? Es ist dabei einerseits zu untersuchen, 1. wie wir uns die Wirkung des Freilebens zu denken haben, das zur Bildung von Weibchen führt, 2. ob sonst noch geschlechtsbestimmende Faktoren, vor allem ob progame Faktoren vorhanden sind. Dies ist, da im allgemeinen das Geschlecht von progamen Faktoren abhängt, zu vermuten.

Wir betrachten zunächst den zweiten Punkt. Eine Reihe von Beobachtungen lehrt, dass schon die schwärmende Larve geschlechtlich differenziert ist, und zwar in männlicher Richtung. Wir finden zuweilen schon in schwärmenden Larven Stadien der Spermatogenese. Wir finden ausserdem in zahlreichen etwas älteren Larven Spermatozoenbündel, obgleich sie deutlich eine weibliche Entwicklung erkennen lassen (vergrössertes Coelom, Anlage des Oesophagus). Endlich ist schon die Tendenz der schwärmenden Larven, sich am Rüssel älterer Weibchen festzusetzen, als Differenzierung in männlicher Richtung anzusehen, denn sie ist der erste Schritt zu männlicher Entwicklung. Da sich, wie wir sahen, unter Umständen fast alle Larven ansetzen, muss dieser Instinkt allen Larven gemeinsam sein. — Aus allen diesen Beobachtungen ist zu schliessen, dass sämtliche Larven schon vor dem Einfluss des Rüsselmilieus eine männliche Tendenz besitzen müssen. Im gleichen Sinn sprechen auch die vereinzelten Fälle (Versuch B S. 262), wo freilebende Larven zu ♂♂ werden. — Man wird annehmen dürfen, dass diese männliche Tendenz der Larve progamer Natur sei.

Auch die Frage, ob die Larve vor Beginn der metagamen Einflussperiode schon eine weibliche Tendenz besitzt, lässt sich ziemlich sicher entscheiden. Wie aus dem oben geschilderten Versuch B (Erzeugung von ♀♀) hervorgeht, werden fast alle Larven, wenn sie freilebend gezüchtet werden, zu ♀♀. Eine spezifische Beeinflussung von aussen findet dabei nicht statt. Man könnte auf den Gedanken kommen, dass die Ernährung während des

Freilebens weiblich bestimmend wirkt. Die Larve verbraucht jedoch nur ihr eigenes Reservematerial. Sie unterscheidet sich darin in keiner Weise von den zu ♂♂ sich entwickelnden Larven. Eine Ernährung von aussen fehlt und wenn sie einsetzt, nach Ausbildung des Oesophagus, ist die Entwicklung längst in weiblicher Richtung fixiert, denn schon die Anlage eines typischen Oesophagus muss als weiblicher sekundärer Geschlechtscharakter betrachtet werden. (Das ♂ entwickelt keinen Oesophagus.) Wir können also annehmen, dass die Tendenz zu weiblicher Entwicklung nicht auf äusseren, sondern auf einer inneren, in der Larve schon gelegenen Ursache beruht. Es liegt auch hier nahe, sich diese Ursache als einen progamen Erbfaktor zu denken, der schon mit den Geschlechtszellen auf das sich entwickelnde Individuum übertragen wird. Ein Beweis dafür ist allerdings nicht vorhanden. Auf alle Fälle wird aber die Entwicklungstendenz in weiblicher Richtung ebenso wie die männliche progame Geschlechtstendenz durch einen Mechanismus von Faktoren, die in der Larve selbst liegen, entwickelt. Wir müssen diese Tendenzen dem metagamen, männlich bestimmenden äusseren Einfluss des Rüsselmilieus gegenüberstellen.

Man darf wohl annehmen, ohne damit mit der an der Goldschmidtschen Hypothese geübten Kritik in Widerspruch zu geraten, dass diese Tendenzen wie alle Eigenschaften in gewissem geringern Grade variabel sind und dass darnach das Verhältnis der beiden Geschlechtstendenzen etwas schwankt. Unter diesem Gesichtspunkt lassen sich eine Anzahl von Beobachtungen am Versuchsmaterial verstehen. Bei einer Plus-Variante der weiblichen Tendenz wird die Entwicklung in weiblicher Richtung schneller einsetzen. Andererseits wird eine Plus-Variante der männlichen Tendenz diese Entwicklung hinausschieben können und ausserdem durch vorübergehende Spermienbildung offenbar werden. Wir sehen in der Tat, dass in den ♀♀-Zuchten der Zeitpunkt weiblicher Entwicklung verschieden früh eintritt; wir beobachten auch, dass die meisten später auftretenden ♀♀ Spermienbüschel enthalten.[1]) Wiederum beobachten wir, dass die

[1]) Es läge nahe, im Fall einer Plus-Variante der weiblichen Tendenz in analoger Weise die Bildung von Eiern zu erwarten. Da aber Eier überhaupt erst bei ausgewachsenen Tieren entwickelt werden, ist eine solche Erwartung nicht zutreffend.

Larven eine sehr verschieden starke Neigung haben, sich an einem Rüssel festzusetzen. Man ist versucht, auch dies mit stärkeren und schwächeren Varianten der männlichen Tendenz in Zusammenhang zu bringen. Endlich haben wir gesehen, dass in seltenen Fällen auch aus freilebenden Larven ♂♂ entstehen; für solche Fälle gäbe ein dauerndes Überwiegen des progamen männlich-bestimmenden Faktors die Erklärung. Und schliesslich können wir wohl auch die Varianten bei den Gynandromorphen des Versuches C (Seite 264) zum Teil auf solche Variationen zurückführen.

Wir sind damit zu einer Vorstellung der Faktoren gelangt, die bei Bonellia das Geschlecht vererben und bestimmen. Sie ist im folgenden zusammenfassend formuliert, wobei allerdings hervorgehoben sei, dass sie nicht in allen Teilen völlig strikt bewiesen ist.

Das Geschlecht wird durch Faktoren von zweierlei Natur bestimmt. Einerseits sind progame männlich- und weiblich-bestimmende Faktoren wirksam. Der männlich-bestimmende Faktor ist dabei in einem, wenn auch geringen Uebergewicht. Die sich entwickelnde Larve ist somit zunächst männlich bestimmt. Allmählich aber beginnt, wenn äussere Einflüsse nicht einsetzen, die weibliche Tendenz zu überwiegen — aus welchen Ursachen, ist unbekannt. Die Larve entwickelt sich nun definitiv zu einem ♀. Zur definitiven Entwicklung in männlicher Richtung dagegen bedarf es ausser der progam vorhandenen männlichen Tendenz eines besonderen, männlich bestimmenden metagamen Faktors. Er liegt im Einfluss einer Substanz des Rüssels, an dem sich die Larven festheften müssen.

Mit dieser Auffassung erhält der Geschlechtsbestimmungsmodus der Bonellia seine bestimmte Stellung gegenüber dem progam-syngamen Fall, den wir an dem Beispiel der Lymantria im 1. Teil dieses Aufsatzes eingehend behandelt haben und dem, auch wenn Goldschmidts Hypothese nicht ausreicht, jedenfalls weitere Verbreitung zukommt. Wir haben auch bei Bonellia männliche und möglicherweise auch weibliche progame Faktoren. Es ist wohl auch zu vermuten, dass ursprünglich durch die Kombination dieser Faktoren das Geschlecht genügend bestimmt war. Bei den Echiuren ohne Geschlechtsdimorphismus

wäre dies auch jetzt noch der Fall; doch sind Erfahrungen darüber nicht bekannt. Auf dieser Grundlage aber hätte sich, mit der Entwicklung des Geschlechtsdimorphismus und der besonderen Entwicklung von Larven am Rüssel der Weibchen, der Modus der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia weiter kompliziert. Es wäre ein weiterer, und zwar ein männlich-bestimmender, metagamer Faktor aufgetreten; von ihm wäre die Entwicklung der Larven zu Männchen abhängig geworden. Sicheres über diese rein hypothetischen Vorgänge lässt sich naturgemäss nicht ermitteln.

Es ist kaum notwendig beizufügen, dass die Verschiebung der sekundären Geschlechtscharaktere und damit die Entstehung der Gynandromorphe bei Lymantria von ganz anderer Natur ist wie bei Bonellia. Allerdings entstehen Gynandromorphe bei beiden Formen und auch bei Bonellia kann eine Entwicklung von männlicher Richtung in weibliche Richtung umgestimmt werden. Bei Lymantria geschieht dies jedoch durch Abänderung und vor allem durch Neukombination der progamen Faktoren. Bei Bonellia geschieht es durch Aenderung des metagamen Faktors. Die progamen Geschlechtstendenzen werden durch die Wirkung des metagamen Faktors nicht geändert[1]) oder neu kombiniert.

3. Vergleich der Bonellia-Ergebnisse mit den Verhältnissen der Geschlechtsbestimmung bei Rana.

Es liegt nahe, zur Vergleichung mit dem Modus der Geschlechtsbestimmung bei Bonellia die Ergebnisse heranzuziehen, zu denen eine Reihe von Autoren bei Versuchen mit Fröschen gelangt ist. Ich kann mich hier mit kurzen Betrachtungen begnügen, da diese Versuche schon mehrfach zusammenfassend dargestellt wurden, unter anderem von R. Hertwig (1912), dem wir die meisten Experimente verdanken, selbst. Neuerdings hat E. Witschi (1914) eine Analyse der geschlechtsbestimmenden Faktoren bei den Fröschen versucht.

Im folgenden sind kurz die Tatsachen und die darauf beruhenden Erörterungen zusammengefasst.

---

[1]) Wäre dies der Fall, so müsste dies zur Verstärkung der progamen männlichen Tendenz führen und nach wenigen Generationen nur noch Männchen entstehen.

1. Zunächst ist hervorzuheben, dass z. B. bei Rana temporaria Lokalrassen bestehen, die sich durch ihre Sexualität unterscheiden. Die einen Rassen sind frühzeitig, lange vor der Metamorphose geschlechtlich differenziert. Wir finden bei ihnen ungefähr das normale Geschlechtsverhältnis 50% ♂♂ : 50% ♀♀ (Rassen in Norddeutschland und alpine Rassen). Andere Lokalrassen aber sind spät geschlechtlich differenziert. Die Tiere sind zunächst alle indifferent weiblich. Ein Teil der ♀♀ wandelt sich nach der Metamorphose in ♂♂ um, die Ovarien werden zu Hoden (Rassen der Ebenen Europas).

2. Die Geschlechtsbildung ist bei den Fröschen in hohem Grad von äusseren Faktoren abhängig. Extreme Temperaturen und vor allem (uterine) Ueberreife der Eier bewirken eine Verschiebung zu Gunsten des männlichen Geschlechts.

3. Endlich müssen (Witschi) innerhalb der Keimdrüsen selbst Verschiedenheiten in den Geschlechtstendenzen vorhanden sein.

Auf diese Tatsachenreihe baut sich die Vorstellung der sehr komplexen Geschlechtsbestimmung bei den Fröschen auf.

Wie heute allgemein, werden auch bei den Fröschen geschlechtsbestimmende Erbfaktoren angenommen, und zwar soll jedes Tier die Faktoren beider Geschlechter enthalten. Diese Annahme erscheint gut bewiesen. Auf den Erbfaktoren — wäre anzunehmen — würde bei den früh differenzierten Rassen die Geschlechtsbestimmung beruhen. Sie hätten nach Witschi, in Anlehnung an Goldschmidt, in diesen Fällen höhere Potenzwerte. Bei den spät differenzierten Rassen wären die Potenzwerte niedriger.[1]) — Neben den Erbfaktoren würde das Geschlecht auch durch Aussenfaktoren bestimmt. Und endlich würde es auch von Innenfaktoren bestimmt. Diese scheinen, nach Witschi, «als eigenartige trophische Zustände auf die Keimzellen einzu-

[1]) Witschi sucht diese Annahmen durch eine Analyse der Kreuzungsexperimente zu beweisen, die Hertwig und seine Schüler zwischen den verschiedenen Rassen ausführte. Ein solcher Nachweis ist jedoch sehr schwer zu führen. Die Sterblichkeit der Tiere spielt eine zu grosse Rolle. Die gekreuzten Lokalrassen sind nicht scharf genug umschrieben und in ihren eigenen Erbfaktoren nicht genügend bekannt. Die schwer einschätzbare Reife der Eier spielt eine störende Rolle. Alles dies sind Momente, die einen so schwierigen Beweis, wie denjenigen zu Gunsten der Goldschmidtschen Formeln, sehr unsicher machen.

wirken» und wären selbst nicht etwa zufällig bedingt, sondern eine «Folge bestimmter durch Erbfaktoren festgelegter Organisationsverhältnisse».

Es ist leicht zu erkennen, dass sich die Vorstellungen über die Geschlechtsbestimmung bei Bonellia mit denjenigen, die für die Frösche aufgestellt wurden, in mancher Beziehung berühren. Wir sind ebenfalls zur Annahme geschlechtsbestimmender Erbfaktoren gelangt, die zunächst das Geschlecht bestimmen. Allerdings sind Unterschiede vorhanden. Bei Rana (indifferente Rassen) überwiegt zunächst die weibliche Tendenz, bei Bonellia die männliche. Wie Rana — ja in noch wesentlich klarerer Weise — zeichnet sich jedoch auch Bonellia durch die Wirksamkeit metagamer Einflüsse aus. Bei beiden Formen ist also das Geschlecht durch die Erbfaktoren allein nicht fixiert. Ob wir zu den bei Rana wirkenden lokalisierten Innenfaktoren etwas Aehnliches bei Bonellia in Parallele zu setzen haben, möchte ich unentschieden lassen. Es läge nahe, die Entwicklung der schwärmenden Larven zu ♀♀ auf die Wirkung eines solchen Faktors zurückzuführen. Doch scheint die oben gegebene Annahme — allmähliches Ueberwiegen des weiblichen Erbfaktors, wofür ja allerdings auch eine Ursache vorhanden sein muss — die Tatsachen einfacher zu deuten.

Literatur.

Baltzer, F. 1912. Über die Entwicklungsgeschichte von Bonellia. Verh. d. D. zool. Ges. 22. Vers. zu Halle.

— 1914. Die Bestimmung des Geschlechts nebst einer Analyse des Geschlechtsdimorphismus bei Bonellia. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. 22.

Biedl, A. 1916. Innere Sekretion. III. Aufl.

Boveri, Th. 1911. Über das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus. Verh. d. phys. med. Ges. Würzburg. N. F. Bd. XLI.

Brake, B. 1907. Resultate der Kreuzung zwischen Lymantria japonica Motsch. (Japanischer Schwammspinner) und Lymantria dispar L. Entomol. Zeitschr. Jahrg. XXI, Nr. 29. Stuttgart.

— 1908. Zuchtergebnis von Lym. hybr. (v. japonica ♂ × dispar ♀). ib. Jahrg. XXII, Nr. 28.

— 1909. Drittes Zuchtergebnis etc. ib. Jahrg. XXIII, Nr. 35.

— 1910. Fortsetzung der Hybridenzuchten etc. ib. Jahrg. XXIV, Nr. 30.

Brake-Frings, C. 1911. Einige weitere Ergebnisse der Brakeschen Lym. dispar. L.-Zuchten. Entomol. Zeitschr. Jahrg. XXV. Frankfurt.

Dôncaster, L. and *Raynor, G. H.* 1906. Breeding Experiments with Lepidoptera. Proc. Zool. Soc. London.

Goldschmidt, R. 1912. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen I. Zeitschr. f. indukt. Abst.- u. Vererb.-Lehre. Bd. 7.

— 1912 a. Bemerkungen zur Vererbung des Geschlechtspolymorphismus. ib. Bd. 8.

Goldschmidt, R. und *Poppelbaum, H.* 1913. Erblichkeitsstudien an Schmetterlingen. II. ib. Bd. 11.

Goldschmidt, R. 1913 a. Cytologische Untersuchungen über Vererbung und Bestimmung des Geschlechtes. 84. Vers. D. Naturf. und Ärzte in Münster i. W. Borntraeger.

— 1915. Vorläufige Mitteilung über weitere Versuche zur Vererbung und Bestimmung des Geschlechts. Biol. Centralblatt. Bd. 35.

Hertwig, R. 1912. Über den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems nebst eigenen Untersuchungen. Biol. Centralblatt. Bd. 32.

Meisenheimer, J. 1909 u. 1912. Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechtsdifferenzierung. I. u. II. Teil.

Poppelbaum, H. 1913. Studien an gynandromorphen Schmetterlingsbastarden aus der Kreuzung von Lymantria dispar L. mit japonica Motsch. Zeitschr. für indukt. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 11.

Schleip, W. 1911. Das Verhalten des Chromatins bei Angiostomum (Rhabdonema) nigrovemosum. Arch. f. Zellforschg. Bd. 7.

Schweitzer, A. u. *Standfuss, M.* 1915. Über Kreuzungen zwischen Lymantria dispar L. und Lymantria dispar var. japonica Motsch. (Mit Beiträgen von M. Standfuss). Mitteilungen der Entomologia Zürich. Heft 1.

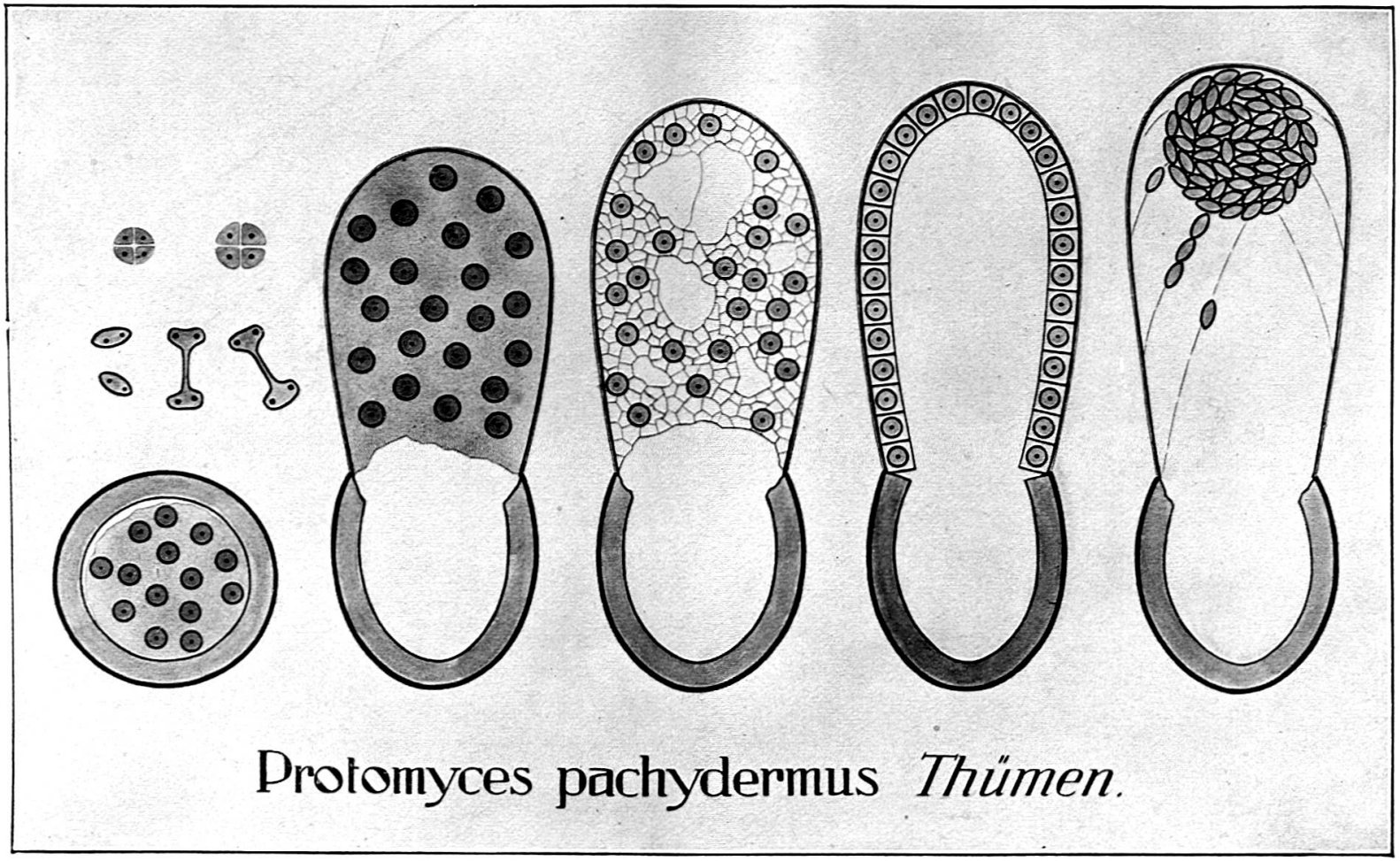
Seiler, J. 1914. Das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Lepidopteren. Arch. f. Zellforschg. Bd. 13.

Standfuss, M. 1913. Einige Andeutungen bezüglich der Bedeutung, sowie über Verlauf und Ursachen der Herausgestaltung des sexuellen Färbungsdimorphismus bei den Lepidopteren. Mitt. Schweiz. Entom. Ges. Bd. 12.

Steche, O. 1912. Die «sekundären» Geschlechtscharaktere der Insekten und das Problem der Vererbung des Geschlechts. Zeitschr. f. ind. Abst.- u. Vererbungslehre. Bd. 8.

Steinach, E. 1912. Willkürliche Umwandlung von Säugetiermännchen in Tiere mit ausgeprägt weiblichen Geschlechtscharakteren u. weiblicher Psyche. Pflügers Archiv. Bd. 144.

Witschi, E. 1914. Studien über die Geschlechtsbestimmung bei Fröschen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 86.



Keimung der Chlamydosporen (schematisiert)
oben links Aufteilung der Sporenmutterzellen in Sporen; darunter Sporen z. T. kopuliert.